ARTICULATA 2002 17(2): 33 - 49 ÖKOLOGIE

Was geschieht mit toten Heuschrecken auf Magerrasen ? Ein Freilandexperiment

Günter Köhler, Steffen Hahn, Klaus Reinhardt, Gerd Wagner, Markus Ritz

Summary

What happens with dead grasshoppers on grassland ? - A field experiment
On two xerothermic meadows near Jena/Thuringia two experiments were made in July 2000, in which dead grasshoppers were laid out. Nearly 5.000 individual nekrophages from at least 53 species and 15 Orders were observed. The ants predominated at >90 % of individuals, whereas bush-crickets and wasps determined the speed of carrion disappearence. The first nekrophages arrived after 2-30 min. Wasps and flies came only during the day, beetles and woodlice only at night, ants and bush-crickets around the clock although in changing numbers. Depending on the nekrophageous species the dead grasshoppers were cut in pieces (most often beginning with the head and legs) and removed or the body contents succesively consumed. The insect carrion disappeared after a few hours or at the latest over night, so by the next morning little or no remains could be found. Given the current grasshopper densities, on xerothermic meadows insect carcasses must be a limited food ressource.

Zusammenfassung

Auf zwei Halbtrockenrasen um Jena/Thüringen wurden an zwei Terminen (Mitte und Ende Juli 2000) an ausgelegten toten Feldheuschrecken insgesamt fast 5.000 Individuen von mindestens 53 Nekrophagenarten aus 15 Ordnungen beobachtet. Zahlenmäßig überwogen dabei die Ameisen (>90 %), während die Beiß- und Strauchschrecken sowie Faltenwespen die Geschwindigkeit des Aasabbaus bestimmten. Die ersten Nekrophagen fanden sich innerhalb von 2-30 Minuten am Aas ein. Faltenwespen und Fliegen traten nur tagsüber, Lauf- und Kurzflügelkäfer sowie Asseln nur nachts auf; Ameisen und Singschrecken fanden sich zu allen Zeiten mit wechselnden Häufigkeiten ein. Die Heuschreckenkadaver wurden je nach Nekrophagengruppe am Ort vollständig zerlegt (zuerst meist Köpfe und Beine abgetrennt) und ausgefressen oder komplett bzw. in Teilen verschleppt, wobei um das Aas nur Wespen und Singschrecken konkurrierten. Der Abbau geschah binnen weniger Stunden, längstens jedoch über Nacht, so daß keine oder nur wenige Chitinreste übrigblieben. Unter Berücksichtigung der flächenbezogenen Heuschreckendichten läßt dies den Schluß zu, daß auf Magerrasen Insektenaas eine begrenzte Ressource ist.

Einleitung

Bei Freiland-Untersuchungen an teilmarkierten Populationen mehrerer Heuschreckenarten in Halbtrockenrasen um Jena/Thüringen konnten trotz wenigtägiger Kontrollabstände vergleichsweise selten noch Reste toter Tiere gefunden werden (SAMIETZ, in lit.; OPITZ, in lit.). Dies läßt sich auf zweierlei Weise erklären: entweder die verlorengegangenen Individuen haben die Fläche verlassen (Auswanderer-Hypothese) oder sie sind durch Prädatoren gefressen worden, eines natürlichen Todes gestorben und von Nekrophagen rasch zerlegt worden (Abbau-Hypothese). Allerdings gibt es für die Auswanderer-Hypothese nach wie vor nur erst spärliche Befunde (REINHARDT & KÖHLER 2002), doch auch zum quantitativen Einfluß von Räubertum auf die Populationen und zum Ausmaß der Zersetzung ist bisher erst sehr wenig bekannt. So kennt man beispielsweise die Prädatoren unter den Heuschrecken (INGRISCH & KÖHLER 1998) und weiß um das Räubertum bei Laufkäfern (HENGEVELD 1980a, b), doch der Abbau toter Heuschrecken durch Nekrophage ist erst durch einzelne Experimente und wenige Beobachtungen belegt. So untersuchte LOCKWOOD (1988, 1989) in Colorado/USA mittels Videobeobachtungen von in Grasland ausgelegten toten Heuschrecken deren Attraktivität auf Nekrophage, unter denen wiederum Heuschrekken (Catantopinae, Gomphocerinae) dominierten. Doch auch unter den Heuschrecken in mitteleuropäischen Lebensräumen sind einige fakultative Aasfresser, von denen man jedoch nur aus zufälligen Freiland- und Gefangenschaftsbeobachtungen weiß (DETZEL 1998, SCHÄDLER 1998, TREIBER 2001). Diese Kenntnislücke beschränkt sich keineswegs nur auf Heuschrecken, sondern auf den Abbau toter Insekten durch Nekrophage schlechthin. Fast alle bisherigen Untersuchungen beschäftigten sich nämlich mit der Zersetzung von Wirbeltier-Kadavern durch Arthropoden (PESCHKE et al. 1987 u.v.a.).
Im vorliegenden Beitrag werden die Ergebnisse eines kurzzeitig-intensiven Experiments vorgestellt, bei dem es um das Nutzerspektrum und die Zerlegung von Heuschreckenkadavern ging. Drei Fragen galt es dabei zu beantworten. (1) Aus welchen Großgruppen und Arten besteht das Nekrophagenpektrum ? (2) Wie verhalten sich einzelne Aasfresser beim Zerlegen toter Heuschrecken ? (3) Wie schnell verschwindet eine bestimmte Zahl an toten Heuschrecken in Abhängigkeit vom Habitat und von der Tageszeit ? Die Antworten lassen nicht nur Hinweise zur Erklärung des anfangs genannten Problems erwarten, sondern ergänzen auch unser Wissen zum trophischen Netz in Rasen-Ökosystemen.

Untersuchungsgebiet, Probeflächen und Witterung

Die Untersuchungen konzentrierten sich auf zwei Magerrasen um Jena/Thüringen, die zum Naturschutzgroßprojekt "Orchideenregion Jena - Muschelkalkhänge im Mittleren Saaletal" gehören. Um eine möglichst enge Anlehnung an bisherige Erhebungen zu gewährleisten, fanden die Experimente auf solchen Flächen statt, auf denen bereits zuvor populationsökologische Untersuchungen an Heuschrecken liefen: auf Halbtrockenrasen vom Mesobrometum-Typ im NSG "Leutratal" (M3-Fläche) und GLB "Lobdeburg", die voneinander in Luftlinie ca. 4 km über das Saaletal hinweg entfernt sind. Auf der M3-Fläche im Leutratal wurde 1992-93 die Gemeine Sichelschrecke

(*Phaneroptera falcata*) untersucht (SAMIETZ & KÖHLER 1994, SAMIETZ 1994) und 1996-98 sind hier die Populationsgrößen von weiteren drei Heuschreckenarten geschätzt worden (KÖHLER 1999). An der Lobdeburg sind 1985-88 ephemere zönotische Untersuchungen (HEINRICH 1989) und 1999-2000 Populationsstudien an der Feldgrille (*Gryllus campestris*) durchgeführt worden (RITZ 2000).

Tab. 1: Charakteristik von Witterung und Probeflächen. Aufnahmen jeweils Mitte und Ende Juli 2000. Bei Inklination, Exposition, Vegetationshöhe und -deckung jeweils Min-Max und Mittelwert. Dichten als Mittelwert von 10 Schätzungen. K - Kräuter, S - Sträucher (bei Vegetationshöhe).

Parameter	Lobdeburg	Leutratal
Witterung (tags) 17.07. 31.07.	wechselnd bewölkt, teils sonnig (min 11,8 °C, max 37,7 °C) sonnig und warm (min 10,0 °C, max 47,5 °C)	locker bewölkt, meist sonnig (min 12,7 °C, max 31,2 °C) sonnig und schwülwarm (min 11,3 °C, max 35,0 °C)
Bewölkung (tags) 17.07. 31.07.	25-75 %, diesig 40-80 %	70-100 % 50-100 %
Wind (Beaufort) 17.07. 31.07.	2-4 0	1-3 1-2
Flächengröße, gesamt	ca. 2.000 m²	2.730 m²
Experimentparzelle	120 m² (2 á 15 x 4 m)	120 m² (2 á 15 x 4 m)
Inklination	13-35° (22°)	13-24° (18°)
Exposition	S (30-32) [30 = S]	SSE-SSW (27-31)[30 = S]
Vegetationshöhe	0,10-0,40 m (0,25 m)	0,20-0,45 m (0,30 m) K 0,40-0,95 m (0,60 m) S
Vegetationsdeckung	35-100 % (90 %)	Durchweg 100 %
Dominante Pflanzen (Deckung 1)	*Bupleurum falcatum* *Centaurea scabiosa* *Clinopodium vulgare* *Melilotus alba* *Ononis spinosa* *Origanum vulgare* *Prunus spinosa*	*Anthericum ramosum* *Brachypodium pinnatum* *Carex spec.* *Fraxinus excelsior* *Inula hirta* *Ononis spinosa* *Viburnum lantana*
Caelifera (17. u. 31.07.)	3,4 Ind./m² u. 2,9 Ind./m²	2,3 Ind./m² u. 1,4 Ind./m²
Ensifera (17. u. 31.07.)	1,4 Ind./m² u. 0,3 Ind./m²	1,1 Ind./m² u. 0,1 Ind./m²
Ameisenhügel (M/E Juli)	insgesamt 6 / 3	1,5 u. 2,7 / 25 m²

Die Experimentparzellen wurden am Oberrand (Leutratal) bzw. in der oberen Hälfte (Lobdeburg) der weitgehend von Gebüsch und Mischwald umgebenen, isolierten Halbtrockenrasen eingerichtet, so daß sie hangabwärts zur übrigen Fläche hin offen waren. Im Bereich der Beobachtungsstellen sind jeweils fünf Messungen der Inklination (mit Pendelneigungsmesser) und Exposition (mit

Kompaß) ausgeführt sowie Deckungen dominanter Pflanzenarten geschätzt und deren mittlere Höhen gemessen worden. Beide Probeflächen waren nach S/SSW ausgerichtete und im Mittel um 20° geneigte Hänge. Während im Leutratal die Vegetationsdeckung weitgehend vollständig war, fanden sich an der Lobdeburg im Mittelhangbereich vielfach offene Bodenstellen. Beide Halbtrockenrasen unterschieden sich deutlich in ihren dominanten Pflanzenarten, wozu im Leutratal noch zahlreiche Stockausschläge kamen (Tab. 1). Im Leutratal wurde in den vergangenen Jahren regelmäßig im Herbst eines jeden Jahres (zuletzt vor den Untersuchungen 1999), an der Lobdeburg nur jedes zweite Jahr (zuletzt 1998) gemäht.

An beiden Untersuchungsterminen ist eine grobe Witterungscharakteristik vorgenommen worden (Tab. 1). Zudem zeichneten auf jeder Parzelle ab 12.00 Uhr mittags bis in die frühen Morgenstunden des folgenden Tages zwei automatische Temperaturmeßsonden halbstündlich die bodennahen Temperaturen auf. An beiden Terminen war es niederschlagsfrei, teils sonnig und warm (max > 30 °C), teils mehr oder weniger stark bewölkt, und in den Nächten bei klarem Himmel und Taubildung merklich kühler (min < 13 °C). An der Lobdeburg blieb es etwas wärmer als im Leutratal (Tab. 1).

Material und Methode

Die Freilandexperimente fanden am 17./18.07. und 31.07/01.08.2000 statt. Jeweils in der Woche vor Beginn wurden von einer Frischwiese bei Porstendorf nördlich von Jena 100 (Mitte Juli) bzw. 200 (Ende Juli) adulte Feldheuschrecken (überwiegend *Chorthippus parallelus*, vereinzelt *Ch. albomarginatus* und *Ch. dorsatus*), zur Hälfte Weibchen (W) und Männchen (M), gesammelt und in Plastetübchen im Gefrierschrank [bei -7 °C] konserviert. Zu Untersuchungsbeginn sind die Tiere früh aufgetaut und auf die Versuche aufgeteilt worden. Von diesen Heuschrecken wurden Mitte Juli auf jeder der beiden Flächen 10 Vierergruppen ausgelegt. Aufgrund des hierbei relativ schnell weggefressenen Aases sind dann Ende Juli doppelt soviele Heuschreckenkadaver aufgeteilt und in einem ersten (12.00 Uhr mittags) und - nach Bedarf - zweiten Schub (Abenddämmerung) ausgelegt worden. Das Aas wurde auf beiden Probeflächen bis 6.00 Uhr (1. Termin) bzw. 4.00 Uhr (2. Termin) des nächsten Morgens in meist zwei Durchgängen pro Stunde kontrolliert. Die Untersuchungsteilnehmer arbeiteten in Schichten zu 5-6 Stunden.

Auf den Probeflächen wurden je 10 Auslegestellen im Abstand von 3-5 m entlang zweier Horizontal-Transekte vorbereitet, jeweils 5 Stellen zum Gehölzsaum und 5 zum Offenbereich der Probefläche hin. An jeder Stelle ist die Vegetation auf 20 x 20 cm entfernt und dieses Quadrat mit einem numerierten und mit Reflexfolie gekennzeichneten Stab ausgepflockt worden, um sie auch nachts mit Stirn- oder Taschenlampe leicht finden zu können. Die Stellen wurden untereinander und in ihrer Entfernung zum Rand mit einem 20 m-Maßband ausgemessen und ihre Lagen in maßstabgerechte Flächenskizzen eingetragen.

Je Stelle sind 4 Heuschrecken (2 W, 2 M) auf eine 10 x 10 cm große weiße Polystyrol- (Mitte Juli) bzw. dunkelbraune Korkplatte (Ende Juli) jeweils mit einer Insektennadel senkrecht bzw. lateral gespießt worden, um ein Wegschleppen der Kadaver zu erschweren. Jede Platte wurde mit dem durch sie gebohrten Markierungsstab zusätzlich noch dicht am Boden anliegend befestigt. In etwa 30minütigem Abstand (entsprechend der Dauer einer Kontrollrunde) ist jede Auslegestelle auf die Anwesenheit von Aasfressern kontrolliert worden. Diese wurden zunächst nach Zeit, Taxon und Anzahl in ein Beobachtungsblatt eingetragen, um anschließend möglichst viele der ans Aas gekommenen Tiere abzusammeln (Pinzette, Exhaustor) und in 70%igem Ethylalkohol zu konservieren. Die Ausbeute einer jeden Stunde (12-13 Uhr, 13-14 Uhr usw.) kam jeweils in ein getrenntes Gefäß und wurde später möglichst bis zur Art bestimmt. Von den an beiden Terminen (in zusammen 36 Std.) auf den zwei Probeflächen protokollierten 4.883 Individuen am Heuschreckenaas konnten 1.192 abgesammelt werden (Tab. 2).

Am Nachmittag des jeweils ersten Tages sind zudem auf jedem Halbtrockenrasen die summarischen Dichten der Lang- und Kurzfühlerschrecken erfaßt worden. Hierzu wurden jeweils 10 Quadrate á 5 x 5 m mit Stöcken ausgepflockt und eng schleifenförmig einmal abgeschritten. Die mit dem Kescher aufgescheuchten Ensifera und Caelifera wurden gezählt und in Listen eingetragen. Für die endgültige Dichteberechnung sind die erhaltenen Werte mit dem Korrekturfaktor 2 multipliziert worden (Tab. 1; KLINGELHÖFER & KÖHLER 2000). Gleichzeitig ist auch die Dichte der in den Quadraten befindlichen Ameisenhügel erfaßt worden (Tab. 1). Diese wurden außerdem im Umfeld der Auslegestellen gesucht, und deren minimale Entfernungen zu den nächstgelegenen Ameisenhügeln wiederum mit dem Maßband vermessen.

Ergebnisse

Nekrophage Taxa am Heuschreckenaas

An beiden Kontrollterminen (Mitte und Ende Juli 2000) und auf den zwei Probeflächen fanden sich am Heuschreckenaas die Vertreter von insgesamt 15 Ordnungen an Wirbellosen - außer einzelnen Nacktschnecken nur Arthropoden - in mindestens 53 Arten ein (Tab. 2). Dabei dominierten mit Abstand die Insekten und hierbei zahlenmäßig vor allen anderen die Ameisen (Abb. 1 und 2), gefolgt von den Beißschrecken, Fliegen und Faltenwespen. Bei den Ameisen wiederum waren in den abgesammelten Proben mit über 90 % zwei schwer unterscheidbare *Myrmica*-Arten vertreten (Tab. 2). Dieses Spektrum unterschied sich allerdings etwas zwischen den beiden Halbtrockenrasen im mittleren Saaletal. So ist an der Lobdeburg die Zahl an Ohrwürmern, Ameisen, Beißschrecken, Faltenwespen und Laufkäfern erheblich höher als im Leutratal, wo aber mehr Fliegen, Kurzflügelkäfer und Asseln beobachtet wurden. Überdies fehlten an der Lobdeburg die Nacktschnecken, Milben, Springschwänze, Skorpionsfliegen und restlichen Käfer am Aas völlig. Als Mittelwert über die Beobachtungszeiten und Probeflächen ergaben sich dabei 68 Individuen, die pro Stunde am Aas protokolliert wurden. Hinsichtlich des Aasabbaus nach Menge

und Geschwindigkeit kam jedoch den Beißschrecken und Faltenwespen die weitaus größte Bedeutung zu.

Tab. 2: Nekrophage Taxa (in systematischer Folge) am Heuschreckenaas im Tagesgang am 17./18.07. und 30.07./01.08.2000. Bei höheren Taxa (fett): x = 1-20, xx = 21-50, xxx = >50 Individuen. Zahlen entsprechen nur den bgesammelten und determinierten Tieren an beiden Terminen (Diptera stark unterrepräsentiert). + Art nachgewiesen.

Taxon / Art	Leutratal	Lobdeburg
Gastropoda / Nacktschnecken	x	-
Opiliones	x	x
Opilio ?parietinus (De Geer)	1	2
Trogulus nepaeformis (Scopoli)	1	-
Araneae	x	x
Alopecosa cuneata (Clerck)	1	-
Xysticus cf. *bifasciatus* C.L.Koch	-	1
Acari / Parasitidae	x	-
Isopoda	xx	x
Oniscus asellus (L.)	+	-
Porcellio spec.	-	+
Armadillidium spec.	+	-
Diplopoda	x	x
Iulidae	+	+
Glomerus spec.	+	-
Chilopoda / *Lithobius* spec.	x	x
Collembola	x	-
Dermaptera	x	xxx
Forficula auricularia L.	1	7
Apterygida media (Hagenbach)	-	+
Ensifera	xx	xxx
Platycleis albopunctata (Goeze)	-	51
Pholidoptera griseoaptera (De Geer)	9	1
Gryllus campestris (L.)	-	+
Caelifera	-	x
Gomphocerippus rufus (L.)	-	1
Stenobothrus lineatus (Panzer)	-	1

Coleoptera - Carabidae	x	xx
Carabus nemoralis Müller	2	1
Brachinus crepitans (L.)	-	3
Coleoptera - Silphidae	x	-
Coleoptera - Staphylinidae	x	-
Coleoptera - Geotrupidae	x	-
Trypocopris vernalis (L.)	1	-
Coleoptera - Chrysomelidae / Alticinae	x	-
Hymenoptera - Formicidae	xxx	xxx
Camponotus ligniperda (Latr.)	29	-
Formica cunicularia Latr.	13	4
Formica fusca L.	3	-
Formica polyctena Förster	11	1
Lasius alienus (Förster)	19	1
Myrmica sabuleti Meinert *Myrmica schencki* Emery	617	326
Tapinoma ambiguum Emery	-	1
Hymenoptera - Vespinae	xx	xxx
Vespula germanica (F.)	1	20
Vespula vulgaris (L.)	10	16
Mecoptera - Panorpidae *Panorpa* spec.	X	..
Diptera-Brachycera	xxx	xxx
Phoridae	-	1
Herina germinationis (Rossi) [Otitidae]	6	-
Botanophila fugax (Mg.) [Anthomyiidae]	2	-
Botanophila gnava (Mg.)	1	-
Delia florilega (Ztt.)	1	-
Delia radicum (L.)	3	-
Delia spec.	1	-
Sarcophagidae	4	2
Parasarcophaga spec. [Sarcophagidae]	1	-
Pierretia nigriventis (Mg.)	-	3
Sarcophaga agnatha Rd.	-	1
Sarcophaga carnaria (L.)	2	-

Sarcophaga proxima Rd.	2	-
Sarcophaga subvicina Rohdendorf	-	1
Sarcophaga spec.	4	-
Pollenia spec. [Calliphoridae]	-	1

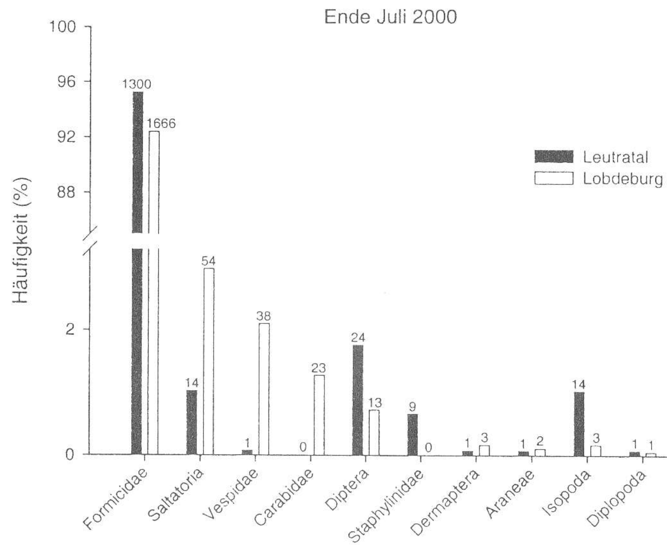


Abb. 1: Dominante Nekrophagentaxa an Heuschreckenkadavern auf zwei Halbtrockenrasen um Jena/Thüringen. Experiment 31.07./01.08.2000. Jeweils Häufigkeit pro Fläche. Zahlen über den Säulen: insgesamt beobachtete Individuen.

Auftreten der Aasvertilger im Tagesgang

Aus drei kontinuierlichen Protokollen unmittelbar nach Auslegen der Heuschreckenkadaver um die Mittagszeit ergab sich, wie rasch sich dort die ersten Nekrophagen einfanden (Tab. 3). So waren im Leutratal am 17.07. die ersten Besucher nach 30 Minuten, an der Lobdeburg am 31.07. nach 18 Minuten und am 17.07. sogar schon nach zwei Minuten anwesend. Bis auf wenige Ausnahmen fanden sich an allen 10 Stellen je Probefläche die Aasfresser schon während des ersten Kontrolldurchgangs nach Auslegen der toten Heuschrecken, also nach 15-30 Minuten, ein. Die häufigsten Besucher während dieser Zeit waren ebenfalls Ameisen, die mitunter zu Gruppen von 10-30 Individuen zwischen und auf den jeweils vier pro Stelle ausgelegten Heuschrecken herumrannten. An der Lobdeburg zeigten sich - neben Ameisen - aber auch Beißschrecken und Faltenwespen bereits unter den Eröffnungsgästen.

Tab. 3: Beobachtungen zum ersten Auftreten von Aasfressern nach Auslegen der Heuschreckenkadaver. In Klammern: kontrollierte Auslegestelle 1-10, in der jeweiligen Reihenfolge nacheinander aufgesucht; M - Männchen, W - Weibchen. --- kein Tier am Aas bzw. Aas noch komplett in Ausgangslage.

Uhrzeit / Probefläche	Aasfresser	bereits angefressene Körperteile
Leutratal, 17.7.		
12.00 Uhr		je Stelle 2 M und 2 W ausgelegt
12.30 (1)	30 Ameisen	1 Tier ca. 10 cm weggeschleppt
12.32 (2)	5 Ameisen	---
12.34 (3)	ca. 10 Ameisen	---
12.36 (4)	ca. 10 Ameisen	1 Tier fortbewegt
12.38 (5)	1 Ameise	---
12.40 (6)	3 Ameisen, 1 Fliege	---
12.42 (7)	10 Ameisen	---
12.44 (8)	3 Ameisen	---
12.46 (9)	30 Ameisen	1 W ca. 10 cm fortbewegt
12.48 (10)	5 Ameisen	---
Lobdeburg, 17.7.		
12.40 Uhr		je Stelle 2 M und 2 W ausgelegt
12.42 (1)	8 Ameisen	---
12.43 (2)	10 Ameisen, 1 Fliege	---
12.44 (3)	10 Ameisen, 1 Wespe überfliegt	---
12.45 (4)	20 Ameisen	1 ohne Beine stark angefressen; 1 stark angefressen; 1 ohne Hinterbeine
12.47 (5)	---	---
12.49 (10)	1 Wespe, 5 Ameisen	1 ohne Kopf u. ein Hinterbein
12.50 (9)	5 Ameisen	1 ohne Kopf u. Beine
12.51 (8)	10 Ameisen	1 Flügel angefressen, Kopf u. Hinterbeine einzeln
12.53 (7)	1 Wespe	1 Kopf weggetragen, einzelne abgetrennte Hinterbeine
12.56 (6)	---	---
Lobdeburg, 31.7.		
12.00 Uhr		Je Stelle 2 M u. 2 W ausgelegt
12.18 (1)	2 Beißschrecken	fressen an je einem Tier, 1 davon weggeschleppt

12.20 (2)	6 Ameisen	---
12.21 (3)	1 Beißschrecke, 1 Ameise	2 M ohne Köpfe
12.22 (4)	1 Wespe, 1 Ameise, 2 Beißschrecken	1 W weggefressen
12.25 (5)	1 Beißschrecke	2 W je 1 Bein weg
12.30 (6)	2 Beißschrecken	---
12.32 (7)	1 Beißschrecke, 1 Wespe	1 M weggefressen
12.34 (8)	3 Ameisen	1 M ohne Kopf
12.39 (9)	---	1 M weggefressen
12.43 (10)	1 Beißschrecke, 2 Wespen	1 M weg, 1 W ohne Hinterleib

Am Beispiel von Ende Juli wird deutlich, daß die einzelnen Taxa im Tag/Nacht-Rhythmus teils unterschiedlich auftraten (Abb. 2). Ausschließlich tagsüber fanden sich Faltenwespen (nur Lobdeburg) und Fliegen ein; Beiß- und Strauchschrecken kamen am Tage ebenfalls häufiger an das Aas als in der Nacht. Hingegen nur nachts wurden Laufkäfer, Kurzflügelkäfer, Spinnen (nur im Leutratal) und Asseln am Aas beobachtet, hinzu kamen wiederum die Beißschrecken. Und die Ameisen sind ebenfalls nachts mit wesentlich höheren Individuenzahlen als am Tage unterwegs (Abb. 2).

Berücksichtigt man für Ameisen deren stündliches Auftreten am Aas, so fanden sich von 12-16 Uhr auf beiden Probeflächen nur sehr wenige, von 17-21 Uhr (nur Werte für Leutratal) nahm ihre Zahl deutlich zu und von da an bis nach Mitternacht (Leutratal) und weiter die ganze Nacht hindurch (Lobdeburg) erreichte ihr Aasbesuch seinen Höhepunkt (Abb. 3). Die hohen Individuenzahlen bei Ameisen verwundern insofern nicht, als zumindest im Leutratal überall verstreut auf der Fläche deren Nester (Tab. 1) und diese im Abstand von nur 1,30-3,90 m zu den nächsten Aas-Auslegestellen zu finden waren. An der Lobdeburg hingegen traten nur wenige Nester im Rasenbereich auf, so daß hier die noch zahlreicheren Ameisen aus den teils nur 2-4 m entfernten, verbuschten Randbereichen gekommen sein müssen.
Bei den Heuschrecken dominierte zwar *Platycleis albopunctata* (am Aas nur an der Lobdeburg) vor *Pholidoptera griseoaptera* (am Aas nur im Leutratal), doch konnten auch vereinzelt Gomphocerinae beim Naschen festgestellt werden (Tab. 2). Dabei überwogen aus phänologischen Gründen zwar die Imagines, doch kamen auch Larven an die Kadaver. Bei *P. albopunctata* fiel an beiden Terminen an der Lobdeburg die hohe Zahl an adulten Weibchen (45 Ind.) gegenüber Männchen (nur 7 Ind.) auf. Dies legt nahe, daß die Weibchen während der Reifezeit das Aas vielleicht als zusätzliche Eiweißquelle nutzen.

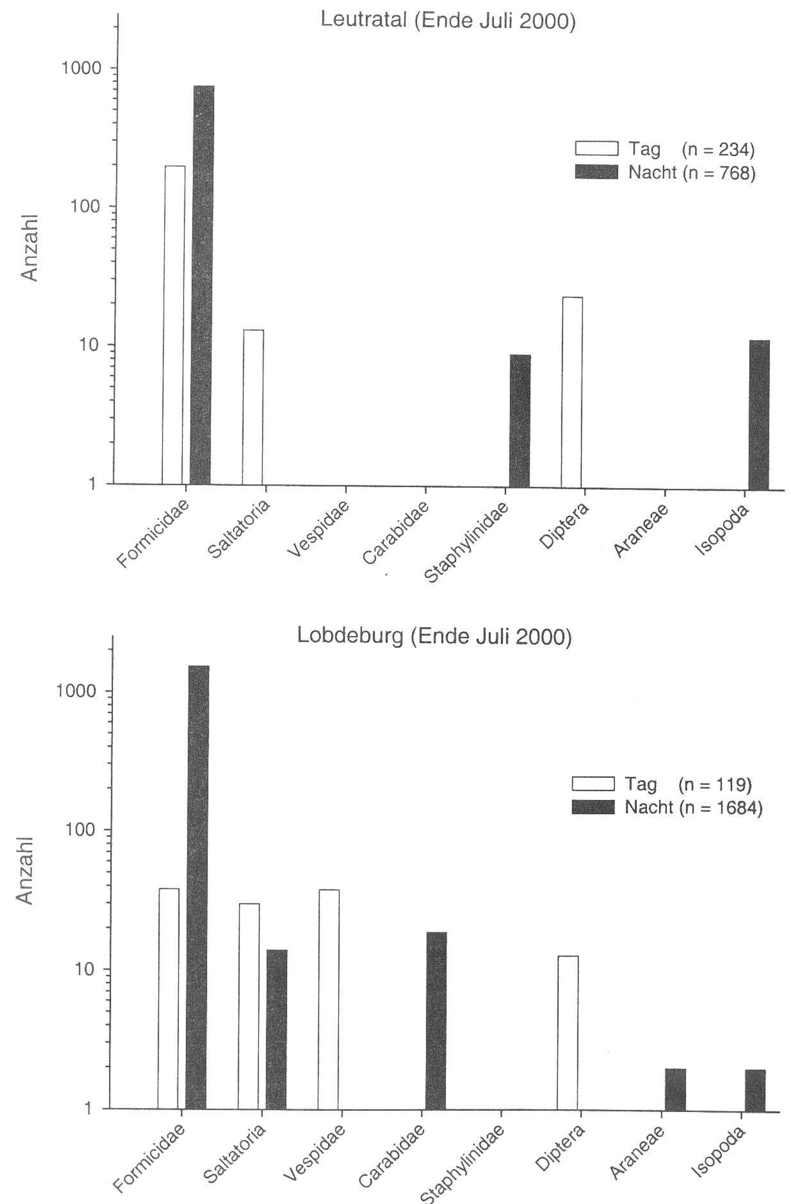


Abb. 2: Tag-Nacht-Vergleich der wichtigsten Nekrophagentaxa an Heuschreckenkadavern. Experiment 31.07./01.08.2000.

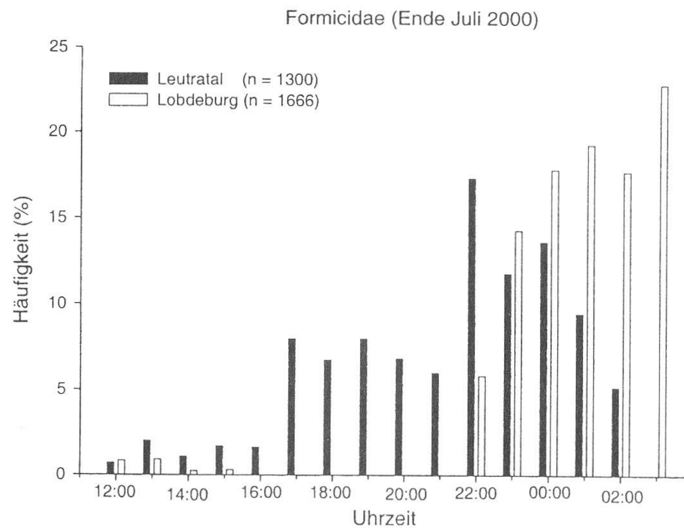


Abb. 3: Tagesgang der an Heuschreckenkadavern je Stunde beobachteten Ameisen. Experiment 31.07./01.08.2000. An der Lobdeburg von 16-21 Uhr keine stündlichen Beobachtungen, daher Häufigkeiten jeweils etwas überbewertet.

Verhaltensweisen und Konkurrenz am Aas

Das Schicksal einer toten Heuschrecke hängt in erster Linie von Art und Anzahl der Aasfresser und damit entscheidend vom jeweiligen Habitat ab (vgl. Abb. 1 und Tab. 2). Am effektivsten gehen dabei Beißschrecken und Faltenwespen zu Werke, während Ameisen, Ohrwürmer, die meisten Käfer und weitere Aasfresser den Kadavern weitaus geringere Schäden zufügen. Einzig die Ameisen vervielfachen ihre Bedeutung durch die gleichzeitige Anwesenheit einer größeren Individuenzahl (bis zu 30 an einer Aasstelle gezählt). Für wichtige Nekrophagentaxa sollen noch einige beobachtete Verhaltensweisen genannt werden.

- **Beiß- und Strauchschrecken**: Sie verschleppen ganze tote Feldheuschrecken (teils mit Nadel), fressen häufig an Kopf und Beinen und verschleppen Einzelteile. In einem Fall blieben nach 13 min von einer Heuschrecke nur noch ein Stück Abdomen und beide Hinterbeine übrig.
- **Faltenwespen:** Sie können ebenfalls ganze Feldheuschrecken verschleppen und bevorzugen sonst Kopf, dann Abdomen der toten Tiere, wobei mit den abgetrennten Teilen auch weggeflogen wird. Sie beißen sehr schnell den Körper auf und zerlegen diesen in transportable Portionen. Notfalls werden auch einzelne Hinterbeine angeknabbert, und in einem Fall wurden erst beide Vorderflügel an der Basis abgebissen.
- **Ameisen**: Sie klettern bereits nach kurzer Zeit am ganzen Körper herum und können in größerer Zahl auch komplette Heuschrecken langsam wegziehen. Meist werden diese jedoch zerlegt und danach ihre Körperteile verschleppt. Sie verbeißen sich oft an Beinen und Fühlern und höhlen Körperteile aus.

- **Ohrwürmer:** Diese bevorzugen kompakte Teile, wie Kopf, Thorax und Abdomen, und halten sich dagegen kaum an den Beinen der Heuschrecken auf.
- **Fliegen**: Sie saugen austretende Körpersäfte auf. Die Sarcophagidae könnten das Aas auch zur Eiablage anfliegen, wobei infolge des schnellen Abbaus die weitere Entwicklung aber nicht möglich sein dürfte.

Berücksichtigt man die Einwirkung aller Aasfresser, so scheinen einzelne Körperpartien einer toten Heuschrecke aufgrund ihrer Weichteile bevorzugt, andere wieder infolge starker Chitinisierung zunächst gemieden zu werden. Unterschiede in der Bevorzugung bzw. im Aufschluß zwischen toten Männchen und Weibchen konnten dabei nicht festgestellt werden (Tab. 4).
Eine durchschnittliche Reihenfolge in der Zerlegung ergab sich nur insoweit, als meist zuerst einige Beine und der Kopf vom Körper abgetrennt, dann die Reste seitlich angefressen oder von vorn ausgehöhlt wurden. Obwohl Köpfe am Aas selten angefressen waren, fehlten sie oft und wurden wohl vielfach als Ganzes verschleppt (hierzu auch einzelne Beobachtungen). So verschwanden auch am schnellsten die Hinter- und Mittelbeine sowie die Köpfe, gefolgt von den verbleibenden Teilen (Tab. 4). Wohl wegen der engen Verbindung und der mit Abstand größten Masse sind Teile von Thorax und Abdomen zunächst oft nur ausgehöhlt worden und so meist bis zuletzt verblieben. Im Einzelfall konnten aber auch davon abweichende Herangehensweisen beobachtet werden. So wurden Vorderflügel abgebissen und teilweise zernagt, Schienen der noch am Körper befindlichen Beine abgefressen, nur noch Thoraxhüllen mit Flügeln übrig gelassen, Coxen noch am toten Tier belassen, Abdomina seitlich angefressen oder aufgeschnitten oder Öffnungen in den Körper durch den Beinansatz (etwa über die Vorderhüfte in den Thorax) geschaffen.

Tab. 4: Verbliebene Kadaver bzw. Körperteile der toten Heuschrecken (von jeweils 20 M und 20 W) neun Stunden nach deren Auslage im Leutratal. M - Männchen, W - Weibchen. Freies Feld - keine Angaben möglich. Verluste der Körperteile (in abnehmender Reihung) relativ zu den noch vorhandenen Tieren, Beine als ursprünglich doppelt beachten.

Körperteil	M (17.7.)	W (17.7.)	M (31.7.)	W (31.7.)	Mittlere Verluste
Tiere, gesamt	10	15	13	13	36 %
Hinterbeine	6	6			76 %
Mittelbeine	6	8			72 %
Köpfe	1	4	5	9	63 %
Flügelpaare			5	8	50 %
Brustteile	7	7			44 %
Vorderbeine	13	22			30 %
Hinterleiber	7	7	13	13	22 %

An den Heuschreckenkadavern hielten sich - neben den immer präsenten Ameisen – meist noch weitere Nekrophage auf, solange das letzte Stück nicht aufgebraucht war. Trotz der gleichzeitigen Aasnutzung schienen sich die meisten Besucher nur wenig zu stören. Eine bemerkenswerte Ausnahme bildeten jedoch die Faltenwespen, die (in Gruppen bis zu drei) blitzartig angriffen und durch ihre Aggressivität die meisten bereits anwesenden Aasbesucher verdrängten. Sogar die ebenfalls robusten und effektiven Beiß- und Strauchschrecken wurden kurzzeitig von den Wespen zurückgedrängt und kamen meist erst wieder heran, wenn diese mit ihren Beutestücken weggeflogen waren.

Zur Abbaugeschwindigkeit von toten Heuschrecken

Auf beiden Halbtrockenrasen waren die jeweils mittags ausgelegten 40 toten Heuschrecken innerhalb der Untersuchungszeit von 18 Stunden (12-6 Uhr) weitgehend aufgefressen, an der Lobdeburg dauerte dies sogar nur wenige Stunden. Trotz höherer Individuenzahlen an Nekrophagen (Ameisen) in der Nacht verschwand Heuschreckenaas am Tage viel schneller, was vor allem auf die höhere Aktivität der Beiß- und Strauchschrecken sowie der Faltenwespen zurückzuführen war.

Das Ausmaß dieses Aasabbaus wird dann deutlich, wenn nach Hochrechnungen die im Habitat anfallende Aasmenge berücksichtigt wird. So dürften auf der gesamten Lobdeburg-Fläche am 17.07. bei einer Heuschreckendichte (Caelifera > Ensifera) von 4,8 Ind./m² (Tab. 1) etwa 9.600 Individuen gelebt haben. Nimmt man aufgrund früherer Untersuchungen eine tägliche Sterberate von 3 % an, so ergäbe dies 288 tote Heuschrecken pro Tag. Für denselben Tag im Leutratal käme man auf entsprechende Werte von 3,4 Ind./m² und insgesamt 9.282 Heuschrecken. Bei derselben Sterberate müßten hier an jedem Tag 278 tote Heuschrecken anfallen. Die je Parzelle (ca. 120 m²) ausgelegten 40 Heuschreckenkadaver waren am 17.07. an der Lobdeburg bereits nach einigen Stunden weitgehend aufgezehrt, so daß man davon ausgehen kann, daß die rechnerisch anfallenden 288 toten Tiere (= 17 Ind./120 m²) in 24 Stunden tatsächlich vollständig zerlegt und gefressen werden. Im Leutratal würden die anfallenden 278 Kadaver (= 13 Ind./120 m²) in einer ähnlich kurzen Zeit verschwunden sein.

Folglich müßte in beiden Habitaten das Aasaufkommen im Sommer 2000 (sofern man nur Heuschrecken berücksichtigt) in einem Bereich gelegen haben, der in sehr kurzer Zeit und faktisch über Nacht restlos von den Nekrophagen aufgebraucht werden kann.

Diskussion

Die Dezimierung mitteleuropäischer Heuschrecken-Populationen durch Räuber (und Parasiten) ist ebenso wie die Zerlegung von abgestorbenen Heuschrecken aufgrund methodischer Schwierigkeiten qualitativ wie quantitativ bislang nur in Ansätzen bekannt. Solche Untersuchungen wurden vereinzelt nur in nordamerikanischen Prärien angestellt, bei denen die Rolle der Heuschrecken (hier Acrididae) selbst als (kannibalistische) Aasfresser und eine dabei mögliche Übertragung von Insektenpathogenen im Mittelpunkt standen (LOCKWOOD 1988, 1989). Der vorliegende Beitrag konzentriert sich ebenfalls auf die Nekrophagen, unter denen auch wieder Heuschrecken (hier Tettigoniidae) sind. Dabei ist aber das gesamte Spektrum an fakultativen Aasfressern (>50 Arten) in den Halbtrockenrasen offenbar so breit und deren Individuenzahlen sind so hoch, daß jedes anfallende tote Insekt innerhalb eines Tages gefunden, zerlegt, verschleppt und gefressen wird. Dies erklärt plausibel die recht seltenen Funde von Teilen toter Heuschrecken in Halbtrockenrasen, ohne ein Auswandern in Betracht ziehen zu müssen. Auch LOCKWOOD (1988) konnte feststellen, daß einzelne Heuschreckenkadaver bereits nach einer Stunde verschwunden waren.

Erstaunlich ist dabei, wie schnell eine tote Heuschrecke von den offensichtlich vagabundierenden Nekrophagen gefunden wird, wobei wohl weniger der Zufall in Frage kommt als vielmehr olfaktorische Reize attraktiv wirken. Nur diese erklären das gezielte Anfliegen durch Wespen und Fliegen inmitten einer unübersichtlichen Habitatstruktur. Allerdings konnte LOCKWOOD (1988) auch feststellen, daß die Attraktivität von der Vorbehandlung der toten Heuschrecken abhing, wobei gefrostete und aufgetaute Stücke (wie in unserem Experiment) gegenüber getrockneten deutlich bevorzugt wurden.

Während Ameisen zwar zahlenmäßig bei weitem am Aas überwogen, waren es aber die einzelnen Faltenwespen und Singschrecken, welche effektiv und in sehr kurzer Zeit tote Heuschrecken zerlegten, verschleppten und fraßen. Andere Nekrophagentaxa spielten dagegen eine untergeordnete Rolle. So ergaben bereits Kropfuntersuchungen an Laufkäfern verschiedener Lebensräume erstaunlicherweise keinerlei Reste von Heuschrecken (HENGEVELD 1980b). In unserem Experiment trat vor allem die Westliche Beißschrecke, *Platycleis albopunctata*, als rascher Aasvertilger auf. Dabei ist das Nahrungsspektrum der Imagines im Freiland bisher insoweit bekannt, als es vor allem Pflanzenteile, besonders Gräser- und Kräutersamen, umfaßt. Im Darmtrakt der Tiere fanden sich jedoch in 23 von 41 Fällen auch Chitinreste von Arthropoden (WALTERT et al. 1999). Vereinzelte weitere Beobachtungen an dieser Art zum Fraß an einer Schmetterlingsraupe (WALTERT et al. 1999) bzw. einer sich häutenden Grashüpferlarve (SCHÄDLER 1998) belegen zumindest deren teils räuberischen Nahrungserwerb. Ergänzend dazu zeigt nun das von uns durchgeführte Experiment, wie auch tote Arthropoden gelegentlich die Nahrung von *P. albopunctata* bereichern. Neben dem Bedarf an Flüssigkeit (aus dem Aas) kommt wohl auch jenem an Eiweißen eine Bedeutung zu. Bei der Westlichen Beißschrecke ergaben sich bei Vollkosternährung (mit zugefütterten Mehlwürmern) ab der 6. Woche signifikante Unterschiede zur Teilkost (ohne Mehlwürmer) in der Fekundität der Weibchen (WALTERT et al. 1999). Für Heuschrecken ist auch in wenigen Fällen nachgewiesen, daß tierische Kost (also Protein in welcher Form auch immer) die Juvenilentwicklung beschleunigt (Maulwurfsgrille - GODAN 1964, Heimchen - FEDERHEN 1955).

Von zahlreichen Untersuchungen zur Zersetzung von vergleichsweise großen und länger verfügbaren Wirbeltierkadavern ist bekannt, das es eine bestimmte Reihenfolge der Nekrophagen am Aas, Nischenunterschiede in der Aasnutzung und Konkurrenzerscheinungen (etwa zwischen Käfern) gibt (z.B. PESCHKE et al. 1987). Tote Insekten hingegen bringen wenig Aasmasse, die auch nur kurze Zeit verfügbar ist. Dabei fressen Nekrophage das, was eben noch vorhanden ist, und Konkurrenz kommt höchstens zwischen effektiven Aasnutzern (wie hier zwischen Faltenwespen und Singschrecken) vor. Die in einem Magerrasen anfallende tote Arthropodenmasse - die entscheidend von den Heuschrecken geprägt ist - dürfte zumindest in den saisonalen Spitzenzeiten eine begrenzte (Eiweiß-)Ressource für die doch zahlreichen, fakultativen Nutzer sein.

Danksagung
Die Untersuchungen fanden im Rahmen zweier Praktikumsblöcke am Institut für Ökologie der Friedrich-Schiller-Universität Jena unter Leitung und Mitwirkung der Beitragsautoren statt. Insgesamt 29 Studentinnen und Studenten nahmen daran teil, denen wir die meisten der vielfältigen und detaillierten Beobachtungen und Aufsammlungen verdanken. Von den einzelnen Taxa am Aas wurden ausgewählte Formicidae von Dr. Bernhard Seifert (Görlitz), brachycere Diptera von Prof. Dr. Rudolf Bährmann (Jena), Arachnida von Frau Bärbel Fabian (Jena) und Coleoptera von Dr. Jörg Perner (Jena) determiniert, der auch Literatur zur Verfügung stellte. Die Arbeiten auf Flächen des Naturschutzgroßprojektes "Orchideenregion Jena" sind mit der Unteren Naturschutzbehörde der Stadt Jena abgestimmt worden. Die englische Kurzfassung redigierte Prof. Dr. Andrew Davis (Jena). Allen Genannten gilt unser besonderer Dank.

Verfasser
Dr. Günter Köhler
Dr. Steffen Hahn
Markus Ritz
Friedrich-Schiller-Universität Jena
Institut für Ökologie
Dornburger Str. 159
D-07743 Jena

Dr. Klaus Reinhardt
Department of Animal and Plant Sciences
The University of Sheffield
Sheffield S10 2TN
United Kingdom

Dr. Gerd Wagner
CLONDIAG chip technologies GmbH
Löbstedter Str. 105
D-07743 Jena

Literatur

DETZEL, P. (1998): Die Heuschrecken Baden-Württembergs. - Ulmer, Stuttgart, 580 S.

FEDERHEN, M.T. (1955): Zur Biologie und Physiologie der Hausgrille (*Gryllus domesticus* L.). - Z. ang. Ent. 38: 224-244.

GODAN, D. (1964): Untersuchungen über den Einfluß tierischer Nahrung auf die Vermehrung der Maulwurfsgrille (*Gryllotalpa gryllotalpa* L.). - Z. angew. Zool. 51: 207-223.

HEINRICH, W. (1989): Halbtrockenrasen in Thüringen. 2. Zur Inventarisierung geschützter Flächen in der Umgebung von Jena. - Wiss. Z. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, Naturwiss. R., 38(4/5): 569-588.

HENGEVELD, R. (1980a): Qualitative and quantitative aspects of the food of ground beetles (Coleoptera, Carabidae): a review. - Netherlands J. Zool. 30(4): 555-563.

HENGEVELD, R. (1980b): Polyphagy, oligophagy and food specialization in ground beetles (Coeloptera, Carabidae). - Netherlands J. Zool. 30(4): 564-584.

INGRISCH, S. & KÖHLER, G. (1998): Die Heuschrecken Mitteleuropas. - Westarp, Magdeburg, 460 S.

KLINGELHÖFER, J. & KÖHLER, G. (2000): Wie schätzt man die Populationsgröße bei Feldheuschrecken (Caelifera: Acrididae) ? - Ein Beitrag zur Populationsgefährdungsanalyse. - Beitr. Ökol. 4(2): 91-117.

KÖHLER, G. (1999): Ökologische Grundlagen von Aussterbeprozessen. Fallstudien an Heuschrecken (Caelifera et Ensifera). - Laurenti, Bochum, 253 S.

LOCKWOOD, J.A. (1988): Cannibalism in Rangeland Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): Attraction to Cadavers. - J. Kansas Ent. Soc. 61(4): 379-387.

LOCKWOOD, J.A. (1989): Ontogeny of Cannibalism in Rangeland Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). - J. Kansas Ent. Soc. 62(4): 534-541.

PESCHKE, K.; KRAPF, D. & FULDNER, D. (1987): Ecological Separation, Functional Relationships, and Limiting Resources in a Carrion Insect Community. - Zool. Jb. Syst. 114: 241-265.

REINHARDT, K. & KÖHLER, G. (2002): Bedeutung aktueller Befunde der Verhaltensökologie für den Artenschutz. Dargestellt am Beispiel der Heuschrecken. - Naturschutz u. Landschaftsplanung 34(6): 171-180.

RITZ, M. (2000): Verhalten der Männchen in einer Wildpopulation der Feldgrille (*Gryllus campestris* L.). - Articulata 15(1), 87-98.

SAMIETZ, J. & KÖHLER, G. (1994): Mobilitätsuntersuchungen an zwei Heuschreckenarten (Saltatoria) in Halbtrockenrasen Thüringens. - Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 9: 431-434.

SAMIETZ, J. (1994): Untersuchungen zur Populationsgefährdungsanalyse zweier Heuschreckenarten (Saltatoria) in Halbtrockenrasen: *Stenobothrus lineatus* (Panzer, 1796) und *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761). - Dipl.-Arb. FSU Jena, Inst. f. Ökologie, 84 S.

SCHÄDLER, M. (1998): Aasfressen und Prädation bei mitteleuropäischen Heuschrecken (Orthoptera). - Articulata 13(1): 25-28.

TREIBER, R. (2001): Freilandbeobachtungen zur Nahrungsaufnahme bei Heuschrecken. - Articulata 16(1/2): 69-74.

WALTERT, M.; GOTTSCHALK, E. & MÜHLENBERG, M. (1999): Zur Nahrungsökologie der Westlichen Beißschrecke (*Platycleis albopunctata* Goeze 1778). - Articulata 14(1): 17-29.